

178
2ej



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS
DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA

**ANÁLISIS MORFOLÓGICO Y CARIOTÍPICO DE TRES
POBLACIONES DE SCOLOPORUS GRAMMICUS (SAURIA:
IGUANIDAE) EN UN GRADIENTE ALTITUDINAL DE
LA SIERRA DEL AJUSCO.**

T E S I S
QUE COMO PARTE DE LOS REQUISITOS
PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
B I O L O G O
P R E S E N T A:
ADRIAN REUTER CORTES

MEXICO, D. F.,

1992.

**TESIS CON
FALLA DE ORIGEN**



UNAM – Dirección General de Bibliotecas Tesis Digitales Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS © PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis está protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

Indice

Resumen-----	1
Introducción-----	2
Objetivo-----	7
Hipótesis-----	7
Area de estudio-----	8
Material y método-----	11
Resultados-----	19
Caracteres morfométricos-----	19
Caracteres merísticos-----	22
Análisis cariotípico-----	25
Discusión-----	30
Morfología-----	30
Cariología-----	34
Conclusiones-----	38
Bibliografía citada-----	39
Abstract-----	48

Resumen

El complejo *Sceloporus grammicus* ha sido de gran interés para estudios genético evolutivos por presentar una gran variabilidad tanto morfológica como cariotípica. Para el presente trabajo, se recolectaron muestras poblacionales de tres localidades a lo largo de un gradiente altitudinal (3420, 3300 y 3090 msnm) de la Sierra del Ajusco, México. Se hicieron análisis morfológicos, para lo cual se obtuvieron datos de 90 lagartijas adultas de ambos sexos considerándose 5 variables morfométricas y 6 merísticas en todos los casos, así como análisis cariológicos de 66 organismos cuyos cariotipos se obtuvieron a partir de las células de la médula ósea de los huesos largos. Los datos morfológicos se sometieron a diversas pruebas estadísticas y se encontró que existen diferencias tanto merísticas como morfométricas entre las muestras poblacionales, principalmente en la de mayor altitud (3420 msnm). Los cariotipos mostraron que las tres poblaciones pertenecen al citotipo S ($2n = 32$) considerado como estándar. La única excepción fue un organismo triploide ($3n$) con 48 cromosomas en el sin rearrreglos cromosómicos.

Introducción

México se caracteriza por su gran diversidad y abundancia herpetofaunística con 1512 especies y subespecies descritas (Smith y Smith, 1976), predominando el género *Sceloporus* con 113 especies y subespecies ampliamente distribuidas en el territorio nacional como el grupo o complejo *Sceloporus grammicus*, cuya distribución abarca desde Nuevo León y Tamaulipas hasta el sur de Oaxaca (Smith, 1939). En 1939, Smith en su obra "The Mexican and Central American Lizards of the Genus *Sceloporus*" hizo un estudio muy minucioso, describiendo la mayoría de las formas de este género hasta entonces conocidas, y se basó esencialmente en la gran variabilidad morfológica observada en esos organismos; los parámetros que utilizó en su trabajo abarcaron, desde número de escamas (por ejemplo frontales, parietales, supraoculares, preanales, internasales) y tamaño de las mismas, hasta pliegues dérmicos, poros femorales, algunas mediciones (como la longitud hocico-cloaca, u hocico-oido) e inclusive patrones de coloración. En esta obra, el autor enfatizó que el éxito evolutivo de este género se acompaña de una gran variabilidad y, dado que su distribución es continua, con intergradaciones frecuentes a través de cadenas de subespecies, siendo las aberraciones a veces difíciles de distinguir de una variación geográfica, la taxonomía del género es especialmente complicada (Smith, *op. cit.*).

Ejemplo de lo anterior son las observaciones de varios autores que coincidieron en que una especie en particular, *S. grammicus*, requería de investigaciones más profundas para poder definir su situación sistemática y filogenética (Smith, 1946). Uno de estos investigadores fue Martín (1958), quien notó que algunos ejemplares de Tamaulipas no se acoplaban a las características descritas para la subespecie distribuida en ese Estado, diferencia que Webb (1969) indicó posteriormente y que fue apoyada por Sites y Dixon (1981) al postular una nueva subespecie para esa área.

En 1973, Hall expone la existencia de una gran diversidad cariotípica entre las aproximadamente 60 especies de *Sceloporus*, con números cromosómicos diploides ($2n$) de 22 a 46, variación que excede el conocido para cualquier otro género de lagartija. De las 48 especies que revisó este autor, todas, excepto *S. grammicus*, resultaron ser cariotípicamente monomórficas. Un análisis hecho con esta especie reveló una gran variabilidad cariotípica en diferentes niveles de la estructura poblacional, encontrándose que los números cromosómicos varían geográficamente de $2n=31$ hasta $2n=46$ (Hall y Selander, 1973). Posteriormente, dos poblaciones que se habían referido hasta entonces como *S. grammicus* fueron propuestas por Lara (1983) como especies distintas: *Sceloporus anahuacus*, y *S. palaciosi* basándose esencialmente en características morfológicas como número de escamas nucales, longitud hocico-cloaca, cantidad de hileras de escamas alrededor del cuerpo, número de poros

femorales, y patrones de coloración.

Sites et al. (1988) realizaron estudios en la parte central de México, y con datos de variación aloenzimática y divergencia genética entre tres citotipos del complejo *S. grammicus* (donde se incluían *S. anahuacus* y *S. palaciosi*), sugirieron que *S. palaciosi* sí se podía considerar como una especie aparte por divergir sustancialmente de las otras poblaciones, mas no así *S. anahuacus* por no divergir tanto de *S. grammicus microlepidotus*, considerado como el antecesor para ambas especies (Lara, 1983).

Otros estudios realizados por Sites (1982) en el noreste de México se centraron en el análisis de tres citotipos ($2n=32$, $2n=34$ y $2n=36$) y notó que la gran mayoría de las características merísticas y morfométricas no estaban correlacionadas cromosómica o geográficamente.

El trabajo anterior se vió complementado por el análisis aloenzimático de los mismos citotipos, en el que se observó que había muy poca divergencia entre las poblaciones y que la mayoría de las muestras compartían electromorfos comunes.

En ambos trabajos, Sites concluyó también que, aparentemente, el aislamiento alopátrico parece ser más efectivo en promover y mantener la divergencia genética en estas muestras que los rearrreglos cromosómicos (Sites y Greenbaum, 1983; Porter y Sites, 1986).

En otro estudio de la parte central de México, Porter y Sites, en 1986, observaron en varias poblaciones de *S. grammicus* una gran variabilidad en el número cromosómico inter e intrapoblacional ($2n=31$ a $2n=46$) distinguiendo un total de 7 citotipos.

El complejo *S. grammicus* también fue sujeto a una comparación altitudinal de algunos caracteres en la Sierra de Tepoztlán, Morelos, México por Gadsden (1987), quien observó que dos de las tres poblaciones estudiadas presentaban el citotipo antecesor $2n=32$, mientras que la de mayor altura era similar a *S. palaciosi* (Lara, 1983) con el citotipo $2n=34$. En el trabajo se propuso, asimismo, por la cercanía entre las poblaciones y la súbita diferenciación, que la responsable de esta divergencia específica era una especiación del tipo estasiopátrico. Este mismo autor concluye, con base en diferentes recolecciones dentro del área de distribución del complejo *S. grammicus*, que el tamaño corporal y los patrones de coloración dependen de la altitud y latitud del sitio de captura, observándose la tendencia generalizada de que en promedio, a menor altitud se encuentran las poblaciones más grandes en tamaño corporal y a mayor altura las más pequeñas (Gadsden, 1987).

Más recientemente, se notó que en un gradiente altitudinal en la ladera norte de la Sierra del Ajuaco, México, existe flujo entre diferentes poblaciones; se encontraron organismos de 2 razas cromosómicas ($2n=32$ y $2n=34$) y dos ejemplares $2n=33$ que se consideraron como híbridos por lo que no fue posible la

separación de los citotipos. Al no haber información sobre la viabilidad de estos individuos, fue imposible establecer si se trataba de dos especies biológicas (Arévalo, 1988). Sin embargo, los resultados obtenidos en este estudio apoyan la validez de la especie *S. palaciosi* propuesta por Lara (1983), mas no la validez de *S. anahuacus* por haberse comprobado la existencia de flujo entre estos organismos y los del citotipo antecesor.

Finalmente, un trabajo realizado en esta misma Sierra del Ajusco compara las poblaciones utilizadas para la descripción de *S. anahuacus* y *S. palaciosi* y se encontró que tanto el patrón reproductivo como las características morfológicas son iguales para ambas, aunque el análisis aloenzimático muestra que las dos poblaciones están diferenciadas genéticamente a pesar de encontrarse en la distribución del mismo citotipo (Méndez, 1988).

Como se puede apreciar, la validez de las especies *S. palaciosi* y *S. anahuacus* de este complejo aún se encuentra en discusión, lo que hace necesario que se lleven a cabo más estudios comparativos (como el presente trabajo) en las zonas de su distribución como lo es la Sierra del Ajusco, donde se han encontrado ambas especies, inclusive a más de 3000 msnm (Lara, 1983).

Objetivo

Con la finalidad de contribuir al conocimiento del complejo *S. grammicus* el objetivo del presente trabajo es comparar tres poblaciones de *S. grammicus* en un gradiente altitudinal (3420, 3300 y 3090 msnm) de la Sierra del Ajusco, México; considerando aspectos morfométricos, merísticos y cariológicos.

Hipótesis

Con base en los estudios realizados anteriormente con *S. grammicus*, algunos de los cuales fueron hechos en la Sierra del Ajusco, se espera que:

- 1- las poblaciones a diferente altitud presenten diferencias en su morfología.
- 2- las poblaciones a diferente altitud presenten diferencias en su cariotipo.

Area de estudio

Las poblaciones de *Sceloporus grammicus* estudiadas se localizan en la Sierra del Ajusco, al sur de la Ciudad de México, en áreas situadas entre la intersección de la carretera a Jalatlaco y un poblado llamado El Capulín, entre los 99. 19' 19''W y los 19. 11' 2''N a una altitud de 3420, 3300 y 3090 mmnm.

La historia geológica del Ajusco se remonta a los periodos del Plioceno y Pleistoceno (hace aproximadamente 5 millones de años, cuando el Valle de México fue escenario de una intensa actividad volcánica, que originó a los volcanes que forman la Sierra del Ajusco tales como el que lleva el mismo nombre (volcán Ajusco) que fue de los primeros en hacer erupción o el Xitle, de formación reciente hace aproximadamente 2400 años (Mooser, 1975). Esta región, eminentemente volcánica, pertenece a la formación Tarango Superior (Castillo, 1976).

Los suelos predominantes son de tipo andosol, y están formados sobre lava o materiales piroclásticos; en algunas zonas se observa un horizonte ámbrico con su capa superficial blanda de color oscuro, rica en materia orgánica y pobre en nutrientes (Shimada, 1972). La profundidad de los suelos puede variar, desde muy someros, donde la roca madre puede aflorar, hasta muy profundos, producto de un largo desarrollo (Benítez, 1986).

A pesar de que la Sierra del Ajusco se encuentra en la región

intertropical del globo terráqueo, el clima es templado debido a la altitud.

De acuerdo a las variaciones locales de altitud y relieve, se pueden distinguir dos zonas climáticas: una zona con verano fresco y largo, con lluvias en esta misma estación, que comprende las áreas que fluctúan entre los 2800 y 3500 msnm, (intervalo en el que se localizan las poblaciones estudiadas). La segunda zona presenta un verano más frío y corto, e incluye las áreas por encima de los 3500 msnm, donde las nevadas invernales son comunes (García, 1968). García, en 1973, publicó que los datos proporcionados por la estación meteorológica situada en Monte Alegre, en la Sierra del Ajusco, ubican esta zona con un clima tipo (C(w2)(w)(b')ig), semifrío, con verano fresco y largo y una temperatura media anual de entre 5 y 12 °C. Tiene un régimen de lluvias de verano (de mayo a octubre) con una precipitación total de 1340 mm al año.

Aunque en algunas partes de la Sierra del Ajusco se presentan cuerpos de agua más o menos permanentes o arroyos temporales, en las zonas cercanas a El Capulín no existen cuerpos de agua importantes, llegando a formarse en la época de lluvias sólo charcos temporales (Shimada, 1972).

La vegetación en la Sierra del Ajusco manifiesta un gradiente que va desde las partes bajas con un bosque de encino hasta un bosque de pino más húmedo en las partes altas (Rzedowski, 1954). Las zonas de estudio están dentro de un bosque de coníferas (Rzedowski, 1981), dentro de la subdivisión de los

bosques de *Pinus*, siendo las especies dominantes en el estrato arbóreo *Pinus hartwegi* y *Abies religiosa*. Dentro de este tipo de vegetación también están presentes: *Pinus leiophylla*, *P. monterumae*, *P. rudis* y *P. teocote*, frecuentemente acompañados por algunas especies de encinos (*Quercus*) y ailes (*Alnus firmifolia*) (Benítez, 1986).

El estrato arbustivo se compone entre otras especies de: *Eupatorium mairretianum*, *Salix paradoxa*, *Arctostaphyla arguta*, *Senecio barba-johannis*, *S. angulifolius*, *S. salignus* y *S. cinerarioides*.

Dentro del estrato herbáceo se encuentran entre otras: *Archemilla promilla*, *Pernetia ciliata*, *Baccharis multiflora*, *Eupatorium saltivari*, *E. glabratum*, y *Festuca amplissima* (Castillo, 1976; Benítez, 1986).

Material y Método

Para la realización de este estudio se capturó un total de 97 lagartijas entre el 5 de noviembre de 1990 y el 7 de febrero de 1992, invirtiendo un total aproximado de 280 horas de trabajo de campo y más de 600 horas de trabajo de laboratorio. De los animales capturados, 47 eran machos y 50 hembras, con un total de 90 adultos y 7 jóvenes tomando en consideración el criterio para determinar la edad propuesto por Sites (1982) que se basa en la longitud hocico-cloaca. La recolecta se llevó a cabo en 3 localidades a lo largo de un gradiente altitudinal en la Sierra del Ajusco, entre la intersección de la carretera a Jalatlaco y un poblado llamado El Capulín; estas recolectas se hicieron a una altitud de 3420, 3300 y 3090 msnm respectivamente (Cuadro 1, Figura 1).

Cuadro 1 Localidades y tamaño de muestras poblacionales para cada aspecto considerado en este estudio. N: número de ejemplares.

Morfología		Cariotipos	Localidad
Morfometría	Merística		
N	N	N	
30	30	24	1 Intersección de la carretera a Jalatlaco y el camino de terracería a El Capulín, 3420 msnm, Edo. de México.
30	30	21	2 A 6.3km de la intersección en dirección a El Capulín, 3300 msnm, Edo. de México.
30	30	21	3 A 4.8km de la intersección en dirección a El Capulín, 3090 msnm, Edo. de México.

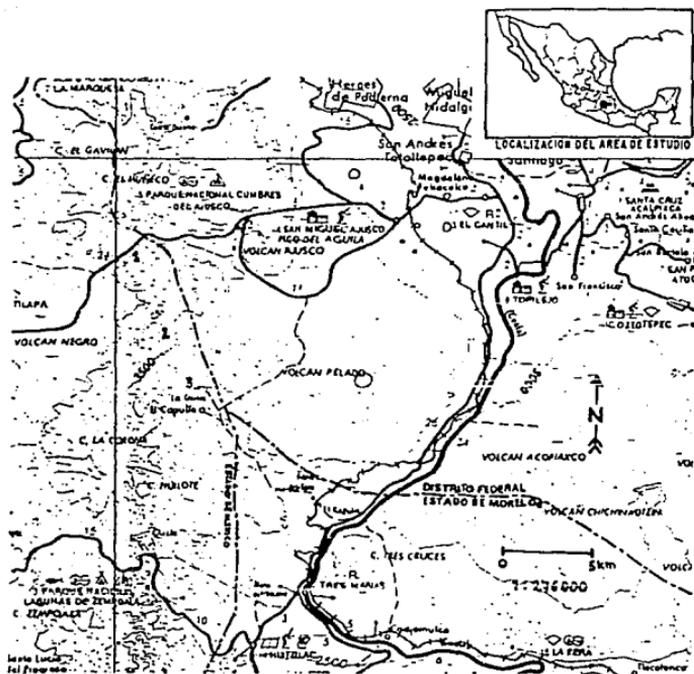


Figura 1 Ubicación de las tres localidades seleccionadas para este estudio en un gradiente altitudinal en la Sierra del Ajusco.

Las lagartijas se capturaron a mano o fueron lanzadas con la ayuda de una caña de pescar con un nudo corredizo de hilo dental en un extremo, dependiendo de las circunstancias. De ambas formas, estas técnicas de captura permitieron atrapar los animales sin causarles daño físico de ninguna clase. Lo anterior se realizó generalmente en días soleados entre las 9 y las 17 horas.

Una vez capturados, los animales se colocaron en sacos de

tela para ser transportados al laboratorio; es importante mencionar que los organismos se mantuvieron el menor tiempo posible (aproximadamente 24 horas) en condiciones de cautiverio, albergados en terrarios de madera con temperatura y humedad controlados, esto con el fin de evitar estrés y mortandad, antes de ser procesados mediante las técnicas necesarias para la obtención de los datos requeridos.

Para el análisis de características morfológicas y métricas se utilizaron sólo los individuos adultos y se consideraron los siguientes parámetros propuestos por Sites (1982) y modificados por Arévalo (1988): como variables continuas: se consideró la longitud hocico-cloaca (LHC)- desde la punta del hocico al margen anterior de la cloaca; la longitud de la cabeza (LC)- desde la punta del hocico al margen posterior de escama interparietal; el ancho de la cabeza (AC)- a nivel del margen anterior del oído; la longitud femoral (LF)- de la ingle a la rodilla; y la longitud tibial (LT)- de la base de la rodilla al talón. Como variables discretas se tomaron en cuenta las escamas dorsales (ED)- del margen posterior de la interparietal a la base de la cola; las escamas mentonales (EM)- ubicadas entre el tercer par de sublabiales; las escamas supralabiales (ES)- que es el número de escamas en el borde labial superior; las escamas infralabiales (EI)- que son las escamas en el borde labial inferior; las bandas dorsales del lado izquierdo (BDI); y las bandas dorsales del lado derecho (BDD) (Figura 2). Las dos últimas variables fueron incluidas en el presente

estudio por haberse tomado en cuenta para la descripción de las especies *S. palaciosi* y *S. anahuacus* (Lara, 1983).

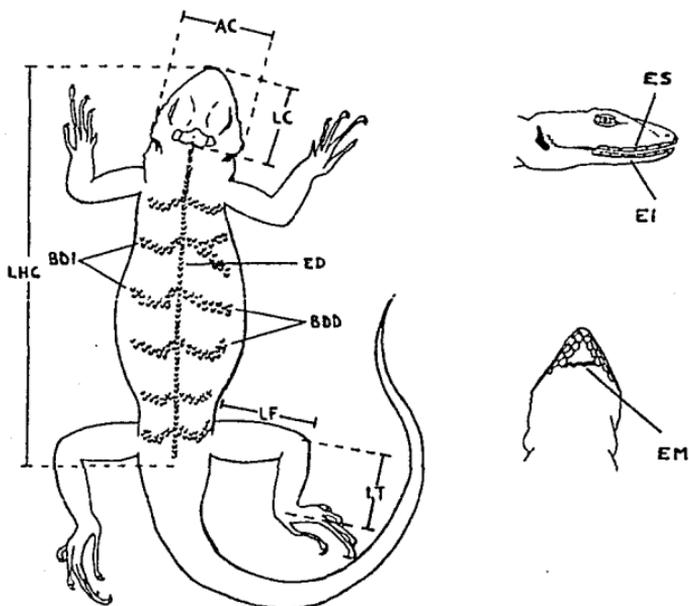


Figura 2 Caracteres morfométricos y merísticos utilizados en este estudio. LHC: longitud hocico-cloaca; AC: ancho de la cabeza; LC: largo de la cabeza; LF: longitud femoral; LT: longitud tibial; ED: escamas dorsales; EM: escamas mentonales; ES: escamas supralabiales; EI: escamas infralabiales; BDI: bandas dorsales izquierdas; BDD: bandas dorsales.

Los datos morfométricos (LHC, LC, AC, LF, y LT) fueron obtenidos mediante la utilización de un vernier. Cabe mencionar que las longitudes femoral y tibial se midieron antes de comenzar con la disección necesaria para la

obtención de los cromosomas.

Los datos merísticos (ED, EM, ES, y EI) se obtuvieron observando y contando las escamas de las lagartijas bajo un microscopio estereoscópico. Las bandas dorsales, tanto del lado izquierdo como derecho, se contaron a simple vista sumergiendo los organismos en alcohol al 70% para facilitar la visualización de las mismas. Las lagartijas fueron depositadas en la Colección Herpetológica del Inst. de Biol. de la UNAM.

Para el análisis estadístico, los datos morfométricos (variables continuas) fueron sometidos a una prueba de t-student, mientras que los datos merísticos (variables discretas) se analizaron inicialmente mediante el contraste de la U de Mann-Whitney; ambas pruebas para determinar la presencia o ausencia de diferencias significativas entre machos y hembras de cada población. Posteriormente, se realizó un análisis de varianza (ANDEVA) y una Prueba de Intervalos Múltiples de Tukey para cada variable considerada utilizando el programa STATGRAPHICS, con la finalidad de determinar el grado de similitud entre las poblaciones.

Para la obtención de los cariotipos se usó la médula ósea de los huesos largos y se siguió la metodología de Baker et al. (1982), modificada por Porter y Sites (1985) que consistió en:

- 1.- Preparar una solución de levadura mezclando 1g de levadura seca activa y 2g de azúcar en 10ml de agua de la llave caliente e incubando por 30 minutos a 37 grados

centígrados (Cole y Leavens, 1971). Se inyectó 0.05-0.1ml de la solución de levadura en una de las extremidades posteriores de las lagartijas 24 - 36 horas antes de sacrificarlas, lo suficiente para causar una ligera hinchazón en el muslo (a las lagartijas muy jóvenes no se les inyectó). Se mantuvieron a los organismos en un terrario con calefacción hasta el momento de ser sacrificados.

2.- Se inyectó colchicina al 0.05% intraperitonealmente, de 2 a 6 horas antes de sacrificarlas, 0.2ml para adultos y 0.1ml para los jóvenes.

3.- Se sacrificaron las lagartijas, se extrajeron los huesos largos de las extremidades, se quitó el músculo y se fragmentaron los huesos lo más posible con ayuda de tijeras, dentro de un mortero conteniendo 1 ml de KCl 0.075M (es muy importante fragmentar los huesos completamente antes de proceder al siguiente paso). Se maceraron los huesos y con una pipeta se pasó la suspensión de células de médula ósea a un tubo de centrifuga evitando llevar también restos de hueso. Se añadió KCl 0.075M hasta tener de 3 a 6ml de suspensión celular y se agitó vigorosamente la suspensión para separar las células.

4.- Se incubó la suspensión a temperatura ambiente durante 30 minutos, tras los cuales se centrifugó durante 10 minutos a 800 rpm retirándose el sobrenadante inmediatamente después.

5.- Se añadió el contenido de una pipeta de fijador (3:1

metanol-ácido acético, recién preparado), con agitación constante.

6.- Se centrifugó a 800 rpm aproximadamente, durante 10 minutos.

7.- Se retiró el sobrenadante y se resuspendieron suavemente las células en 4-6ml de fijador fresco.

8.- Se centrifugó una segunda vez retirando el sobrenadante y colocando fijador fresco (pasos 6 y 7).

9.- Se centrifugó la suspensión nuevamente, retirándose parte del sobrenadante y se resuspendió en un volumen igual de fijador al que ocupara el paquete celular.

10.- Se resuspendió suavemente el paquete celular, permitiendo que se asentasen las partículas de mayor tamaño en el fondo del tubo y se procedió a verter tres o cuatro gotas de la suspensión (mediante la ayuda de una pipeta) desde una altura aproximada de 30cm sobre un portaobjetos limpio y con una capa de agua fría, secando la preparación a la flama.

11.- Para la tinción de algunas preparaciones se utilizó Giemsa al 5%, dejándose las laminillas de 10 a 15 minutos en el colorante y enjuagándose en agua corriente inmediatamente después de teñir.

Se revisaron las preparaciones en el microscopio óptico, observándose al menos 5 mitosis de cada individuo, cuya ubicación en el portaobjetos se registró anotando las coordenadas con el fin de ser fotografiadas posteriormente.

De estas fotografías se recortaron los cromosomas impresos y se armó el cariotipo de los individuos con el fin de determinar el número cromosómico de los mismos para establecer así el citotipo al que pertenecían. Las preparaciones se depositaron en el Laboratorio de Genética Evolutiva de la Univ. Autónoma Metropolitana plantel Iztapalapa, donde se llevó a cabo esta parte del estudio.

Resultados

Análisis morfológico

A. Caracteres morfométricos

En el Cuadro 2 se puede apreciar que para este análisis se utilizaron 15 individuos hembras y 15 machos de cada una de las 3 localidades estudiadas; asimismo, se presentan los promedios obtenidos de cada variable considerada, tanto para machos como para hembras indicándose la desviación y error estándar en cada caso. Como puede observarse, el intervalo encontrado para la longitud hocico-cloaca (LHC) tomando en cuenta las tres localidades osciló de 4.06 a 6.25 cm en los machos, y de 4.00 a 5.70 en las hembras; la longitud de la cabeza (LC) varió entre 0.90 y 1.35 cm en los machos, mientras que en las hembras estuvo entre 0.92 y 1.20 cm; el ancho de la cabeza (AC) fue de 0.96 a 1.44 cm en los machos y de 0.79 a 1.24 cm en las hembras; la longitud femoral (LF) en los machos varió de 0.80 a 1.27 cm y de 0.77 a 1.17 cm en las hembras; finalmente, la longitud tibial (LT) de los organismos se ubicó entre 0.73 y 1.18 cm en machos, y entre 0.68 y 0.95 cm en hembras.

Cuadro 2 Caracteres morfométricos de las poblaciones de las tres localidades utilizados en el análisis de varianza (ANDEVA). N: número de ejemplares; \bar{X} : promedio; ES: error estándar; R: intervalo de variación; LHC: longitud hocico-cloaca; LC: longitud de la cabeza; LF: longitud femoral; LT: longitud tibial; M: machos; H: hembras; Loc.: localidad.

Loc.	N	Sexo	Variables				
			LHC	LC	AC	LF	LT
1	15	M	5.07±0.29	1.11±0.07	1.12±0.10	0.98±0.09	0.89±0.07
	15	H	4.85±0.39	1.03±0.06	1.04±0.10	0.85±0.86	0.77±0.05
\bar{X} (cm)	15	M	5.45±0.67	1.17±0.13	1.24±0.15	1.12±0.14	0.99±0.12
	15	H	4.97±0.38	1.05±0.07	1.04±0.10	0.95±0.08	0.85±0.04
3	15	M	5.18±0.57	1.12±0.09	1.18±0.11	1.07±0.11	0.97±0.13
	15	H	5.07±0.40	1.06±0.08	1.06±0.13	0.98±0.10	0.83±0.07
1	15	M	0.07	0.02	0.03	0.02	0.02
	15	H	0.10	0.02	0.03	0.02	0.01
ES	15	M	0.17	0.03	0.04	0.04	0.03
	15	H	0.09	0.02	0.03	0.02	0.01
3	15	M	0.15	0.02	0.03	0.03	0.03
	15	H	0.10	0.02	0.03	0.03	0.02
1	15	M	4.32-5.48	0.93-1.20	0.90-1.24	0.80-1.18	0.74-0.98
	15	H	4.00-5.38	0.96-1.18	0.90-1.23	0.77-0.98	0.69-0.85
R (cm)	15	M	4.06-6.25	0.90-1.35	0.96-1.44	0.80-1.27	0.73-1.12
	15	H	4.27-5.66	0.94-1.15	0.85-1.23	0.86-1.17	0.78-0.93
3	15	M	4.25-6.06	0.99-1.25	0.98-1.34	0.86-1.21	0.73-1.18
	15	H	4.34-5.70	0.92-1.20	0.79-1.24	0.81-1.13	0.68-0.95

Con el objeto de determinar si los datos morfométricos de machos y hembras eran estadísticamente iguales, se calculó inicialmente la razón t-student para cada variable en cada población obteniéndose una diferencia significativa entre las lagartijas machos y hembras en prácticamente todos los casos (Cuadro 3), por lo que los cálculos siguientes se realizaron de manera independiente para cada sexo.

Cuadro 3 Razón t de Student entre machos y hembras de cada localidad para las variables continuas consideradas en este estudio. LHC: longitud hocico-cloaca; LC: longitud de la cabeza; AC: ancho de la cabeza; LF: longitud femoral; LT: longitud tibial; N: número de individuos; gl: grados de libertad. * Unico valor no significativo.

Loc.	LHC	LC	AC	LF	LT	N	gl
1	2.48	4.75	3.10	6.58	7.64	30	28
2	3.70	4.45	6.08	5.77	6.06	30	28
3	0.87*	2.73	4.83	3.32	5.19	30	28

Para determinar el grado de similitud entre las poblaciones para cada caracter morfométrico, se hizo a continuación un análisis de varianza (ANDEVA) y una prueba de intervalos múltiples de Tukey para cada caso (Cuadro 4).

Cuadro 4 Prueba de intervalo múltiple de Tukey para cada variable morfométrica considerada en este estudio.

Variables morfométricas	T	
	Machos	Hembras
Longitud hocico-cloaca	1 = 2 = 3	1 = 2 = 3
Longitud de la cabeza	1 = 2 = 3	1 = 2 = 3
Ancho de la cabeza	1 ≠ 2	1 = 2 = 3
Longitud femoral	1 ≠ 2	1 ≠ 2 y 3
Longitud tibial	1 ≠ 2	1 ≠ 2 y 3

En los machos, únicamente la longitud femoral (LF) mostró una diferencia significativa entre las poblaciones, siendo las

muestras poblacionales uno y dos diferentes entre sí, mientras que la muestra poblacional tres se parece tanto a la primera como a la segunda. La longitud tibial (LT) y el ancho de la cabeza (AC), a pesar de no ser significativamente diferentes de acuerdo con el análisis de varianza, mostraron el mismo comportamiento que la longitud femoral al aplicar la prueba de intervalos múltiples de Tukey existiendo una diferencia entre las muestras uno y dos, mas no así entre la tres y las otras.

En las hembras se obtuvo diferencia significativa entre las muestras poblacionales tanto para la LF como para la LT en los ANDEVA correspondientes, notándose mediante la prueba de intervalos múltiples que la muestra uno se diferencia de las dos y tres en ambos casos.

B. Caracteres merísticos

Para el análisis de caracteres merísticos, inicialmente se tuvo que determinar si el número de individuos se podía considerar indistintamente del sexo, antes de realizar algunas pruebas estadísticas con los datos. Con este fin, se hizo un contraste de la U de Mann-Whitney para cada variable en cada población sin que se obtuviera diferencia significativa entre machos y hembras (Cuadro 5), por lo que para cálculos posteriores se consideró el número de individuos de cada muestra poblacional indistintamente del sexo.

Cuadro 5 Contraste de la U de Mann Whitney para las variables discretas de machos y hembras de cada localidad estudiada. ED: escamas dorsales; EM: escamas mentonales; ES: escamas supralabiales; EI: escamas infralabiales; BDI: bandas dorsales izquierdas; BDD: bandas dorsales derechas; N1: individuos machos; N2: individuos hembras.

Loc.	Variables							
	ED	EM	ES	EI	BDI	BDD	N1	N2
1	114.0	114.0	118.0	94.0	117.5	85.0	15	15
2	94.5	65.0	119.5	100.5	119.5	84.5	15	15
3	81.9	108.5	90.0	118.5	114.5	94.0	15	15

Como se puede ver en el Cuadro 6, se utilizaron treinta organismos de cada localidad para esta parte del estudio; también se muestran los promedios obtenidos para cada variable en cada muestra poblacional así como su desviación y error estándar. El intervalo registrado para las variables, tomando en cuenta las tres localidades, fue para las escamas dorsales (ED) de 66 a 83, escamas mentonales (EM) de 7 a 12, escamas supralabiales (ES) de 4 a 7, escamas infralabiales (EI) de 5 a 9, bandas dorsales del lado izquierdo (BDI) de 4 a 8, y bandas dorsales del lado derecho de 3 a 8.

Cuadro 6 Caracteres merísticos de las poblaciones de las tres localidades utilizadas en el análisis de varianza (ANDEVA). ED: escamas dorsales; EM: escamas mentonales; ES: escamas supralabiales; EI: escamas infralabiales; BDI: bandas dorsales izquierdas; BDD: bandas dorsales derechas; N: número de individuos; \bar{X} : promedio; E: error estándar; R: intervalo de variación; Loc.: localidad.

Loc.	N	Variables					
		ED	EM	ES	EI	BDI	BDD
1	30	73.50±3.12	9.90±0.84	4.90±0.61	7.10±0.80	6.73±1.01	6.63±0.72
X 2	30	72.93±3.52	9.80±1.24	4.70±0.53	7.50±0.97	5.27±0.58	5.23±0.57
3	30	72.97±3.48	9.63±1.27	4.60±0.50	7.27±0.94	5.10±0.66	5.13±0.86
1	30	0.57	0.15	0.11	0.15	0.19	0.13
E 2	30	0.64	0.23	0.10	0.18	0.11	0.10
3	30	0.64	0.23	0.09	0.17	0.12	0.16
1	30	68-84	8-11	4-7	6-8	5-8	5-8
R 2	30	66-79	7-12	4-6	5-9	4-6	4-6
3	30	67-83	7-12	4-5	6-9	4-6	3-6

Con el objeto de determinar el grado de similitud entre las poblaciones, se realizó posteriormente un análisis de varianza (ANDEVA) con los datos de la tabla 5 y una prueba de intervalos múltiples de Tukey para cada variable merística considerada (Cuadro 7).

Cuadro 7 Prueba de intervalo múltiple de Tukey para cada variable merística considerada en este estudio.

Variables	T
Escamas dorsales	1 = 2 = 3
Escamas mentonales	1 = 2 = 3
Escamas supralabiales	1 = 2 = 3
Escamas infralabiales	1 = 2 = 3
Bandas dorsales izquierdas	1 ≠ 2 y 3
Bandas dorsales derechas	1 ≠ 2 y 3

Unicamente dos de las variables, las bandas dorsales del lado izquierdo (BDI) y las bandas dorsales del lado derecho (BDD) tuvieron una diferencia significativa entre las poblaciones de diferente altitud mostrando, mediante la prueba de intervalos múltiples de Tukey, la presencia de dos grupos homogéneos, siendo la muestra poblacional uno diferente a las dos y tres, teniendo la primera un mayor número de bandas dorsales, tanto del lado izquierdo como derecho.

Análisis cariotípico

Como se indica en el Cuadro 8, se obtuvo el cariotipo de 66 individuos de las 3 localidades estudiadas, identificándose en las 3 muestras poblacionales el citotipo (o raza cromosómica; Sites y Davis, 1989) S ($2n = 32$) considerado como estándar por Hall (1973). Unicamente un individuo de la localidad ubicada a 3420 msnm presentó un citotipo diferente con 48 cromosomas en el que no se observaron rearrreglos cromosómicos por lo cual se dedujo que se trataba de un organismo triploide ($3n$).

Cuadro 8 Citotipos (clasificados según Hall, 1973) encontrados en las tres localidades estudiadas. N: número de individuos. * localidad donde se encontró un organismo triploide (3n=48).

Localidad	Altitud (msnm)	N revisados	2n	Citotipo	N encontrados
1*	3420	24	32	S	23
2	3300	21	32	S	21
3	3090	21	32	S	21

El citotipo S (Figura 3) se caracteriza por presentar 6 pares de macrocromosomas y 19 o 20 microcromosomas (los machos tienen un microcromosoma menos que las hembras, ya que están regidos por un sistema de cromosomas sexuales X1X1X2X2/X1X2Y; Cole et al. 1967, Porter 1986).

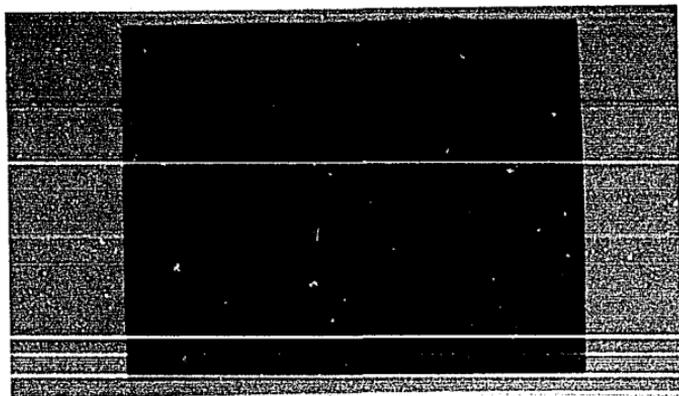


Figura 3 Mitosis característica del citotipo S encontrado en las tres localidades estudiadas. (Fotografía tomada el Lab. de Microcine, Fac. de Ciencias UNAM; aumento 100X)

Este citotipo tiene 6 pares de macrocromosomas de los cuales el par 1, 3, 4 y 5 son metacéntricos; el par 2, apenas más pequeño que el 1 es ligeramente submetacéntrico, así como el par 6. La morfología de los microcromosomas, es menos fácil de comprobar, pero los primeros tres pares (7, 8 y 9) parecen ser metacéntricos así como también el par 14. Aparentemente, los pares 10, 11, 12 y 13, así como el 15 y 16 son acrocéntricos (Figura 4).

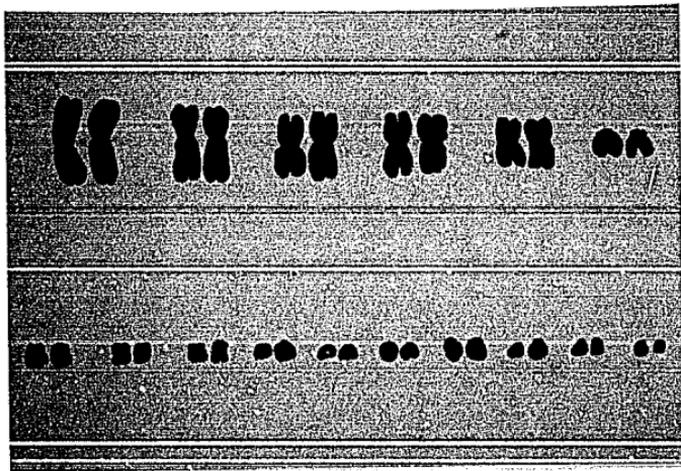
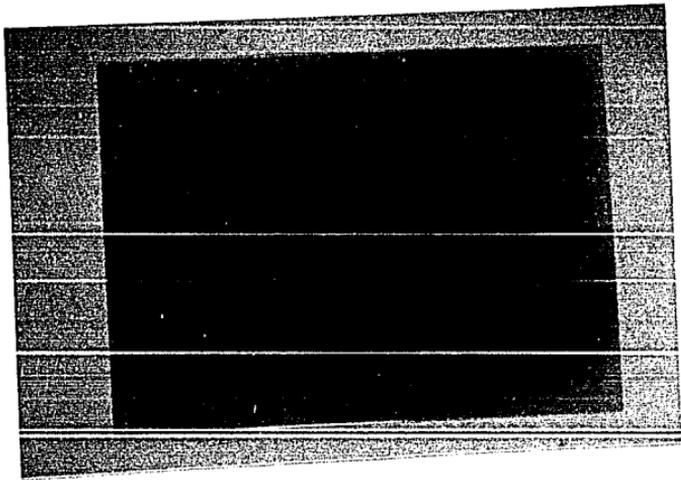


Figura 4 Cariotipo del citotipo S caracterizado por presentar seis pares de macrocromosomas y 19 o 20 microcromosomas. (Fotografía tomada en el Lab. de Microcine, Fac. de Ciencias UNAM; aumento 100X)

El cariotipo del organismo triploide (Figura 5) originado por una doble fecundación de un oocito o una no disyunción en la segunda división de la meiosis presenta 48 cromosomas y las características de los mismos son iguales a las de los organismos diploides (Figura 6).

Figura 5 Mitosis del individuo triploide encontrado en la localidad uno a 3420 msnm. (Fotografía tomada en el Lab. de Microcine, Fac. de Ciencias UNAM; aumento 100X).



4

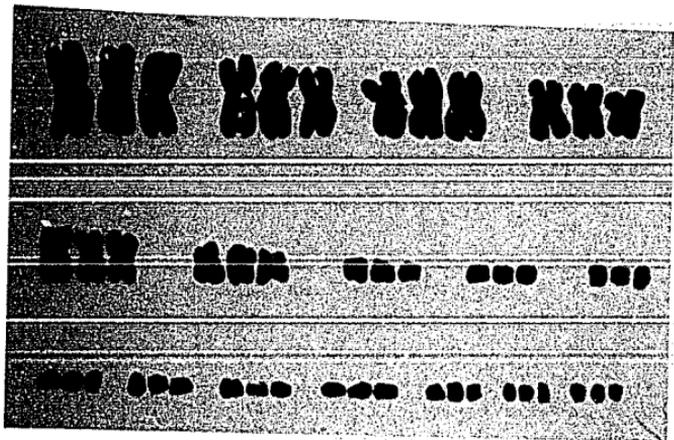


Figura 6 Cariotipo del organismo triploide que presenta 48 cromosomas. (Fotografía tomada en el Lab. de microcine, Fac. de Ciencias UNAM; aumento 100X)

Como se puede apreciar por los resultados presentados, para las características morfométricas los machos difieren claramente de las hembras, lo que no sucede con los aspectos merísticos revisados, donde no existen diferencias significativas entre ambos sexos. Asimismo, puede observarse que la muestra poblacional 1 forma un grupo homogéneo independiente diferenciándose del resto tanto en caracteres morfométricos (3 en machos, 2 en hembras) como merísticos (en 2 variables). Los cariotipos revisados indicaron que las 3 poblaciones pertenecen al citotipo S ($2n=32$), a pesar de que un individuo a 3420 msnm presentó un cariotipo distinto con 48 cromosomas por tratarse de un individuo triploide ($3n$).

DISCUSION

Morfología

Los datos morfométricos de este trabajo mostraron un claro dimorfismo sexual en las muestras poblacionales, tras calcularse la razón t de Student entre machos y hembras de cada localidad para las cinco variables continuas utilizadas, obteniéndose una diferencia significativa en prácticamente todos los casos. Este dimorfismo registrado, coincide con lo reportado por diversos autores con anterioridad (Fitch, 1978; Gadsden, 1987; Arévalo, 1988). Con respecto a estas diferencias, en que los machos son claramente más grandes que las hembras en todas las muestras poblacionales, es factible pensar que, a pesar de que existen los mismos estímulos ambientales externos para ambos sexos, el sistema interno está condicionando ciertas respuestas, es decir, que la expresión fenotípica está siendo controlada fisiológicamente, y por tanto, los machos y las hembras responden fenotípicamente de manera diferente (Héndez, 1988). Sin embargo, los datos merísticos del presente trabajo, analizados mediante el contraste de la U de Mann-Whitney, indicaron claramente que no existe diferencia alguna a este nivel; lo que se debe probablemente a que ambos sexos se encuentran sujetos a las mismas presiones ambientales externas, así las bandas dorsales contribuyen a la coloración críptica de los organismos (Fitch, 1978), y la cantidad de escamas a la termorregulación y al intercambio de humedad

(Hellmich, 1951; Soulé, 1966; Soulé y Kerfoot, 1972).

A lo largo de los estudios con *S. grammicus* se ha notado que los machos están mejor definidos que las hembras, lo que puede verse en los fenogramas realizados por Sites (1982), Gadsden (1987), Méndez (1988) y Arévalo (1988) y que pueden indicar que los machos sufren mayores presiones de selección lo que repercute en la expresión morfológica. Estas presiones de selección a que se encuentran sujetos los machos se deben en gran medida a sus hábitos poligínicos y territoriales, pues varias hembras viven en el territorio de un macho, estrategia reproductiva común en muchas lagartijas (Stampe, 1983). En animales donde hay muy poco o no hay cuidado parental, se ha sugerido que, debido a la intensa competencia de machos por parejas, se promueven altas tasas de mortalidad en machos porque presentan mayor actividad durante la época de reproducción, lo que aumenta la probabilidad de ser depredados (Trivers, 1972). Lo anterior sugiere que ambos sexos pueden estar funcionando de manera distinta en la expresión morfológica y genética, definiendo los machos la direccionalidad que ha de seguir la población (por las presiones de selección a que están sujetos), y aportando las hembras la diversificación de las características (Méndez, 1988). Sin embargo, el hecho de que en este estudio se observe que los machos tengan un intervalo de variación y una desviación estándar mayor que el de las hembras en un 80% de los casos podría indicar un comportamiento contrario a lo reportado anteriormente, por lo que sería interesante

analizar más a fondo los datos aquí obtenidos (quizá mediante un análisis multivariado de varianza) con el fin de determinar la definición interpoblacional de cada sexo en estas poblaciones.

De las once variables morfológicas utilizadas se encontró mediante la prueba de intervalos múltiples de Tukey que para cinco variables en los machos y cuatro en las hembras la muestra poblacional uno difirió claramente del resto, haciendo un grupo homogéneo por sí sola. Es importante mencionar que esta población uno, a 3420 msnm, está expuesta a elementos climáticos más drásticos que las otras poblaciones estudiadas, debido principalmente a la actividad del hombre, quien ha usado esta zona para talar indiscriminadamente, realizar quemas, y para su recreación, con la consecuente contaminación en diferentes formas, como la basura o el ruido. Por lo anterior, y dado que el fenotipo de un organismo es la consecuencia de las acciones recíprocas entre su genotipo y su ambiente, tanto interno como externo (Futuyma, 1986), las diferencias encontradas pueden indicar que las lagartijas de esta localidad están sufriendo presiones de selección considerablemente distintas a las sufridas por los individuos de las poblaciones muestreadas a menor altitud (como sería el caso de *Elaphe obsoleta* en que se presume que el color corporal, el patrón manchado y la presencia de bandas dorsales dependen de factores ambientales, Futuyma, 1986). Estas diferencias, asimismo, pueden estar mostrando una condición polimórfica

característica de esta localidad (hay que recordar que las tres muestras poblacionales presentaron el mismo citotipo) por lo que otro estudio a este respecto podría ser la incorporación de individuos muy jóvenes de las localidades dos y tres a la población uno, para determinar el desarrollo de la expresión fenotípica de caracteres como el número de bandas dorsales, donde se observó una clara diferencia entre los organismos de mayor altitud y los otros. Indudablemente, para aclarar estos aspectos, los estudios electroforéticos y citogenéticos como el bandeo cromosómico, serían de gran ayuda y permitirían establecer si sólo se trata de una expresión diferente del mismo genotipo, o si es un proceso de diversificación en una etapa aún muy temprana.

Se ha observado por diversas recolectas dentro del área de distribución del complejo *S. grammicus* que una tendencia generalizada es que en promedio, a menor altitud se encuentran las poblaciones más grandes en tamaño corporal y a mayor altura las más pequeñas (Gadsden, 1987). De las tres muestras poblacionales estudiadas en el presente trabajo se pudo ver que aunque no se obtuvieron diferencias significativas, la tendencia, en efecto, es que la población de mayor altitud (3420 msnm) es la más pequeña en cuanto a tamaño corporal; sin embargo, la muestra con tamaño corporal más grande fue la dos (3300 msnm) y no la tres (3090 msnm) como se hubiese esperado. Como se mencionó anteriormente, el genotipo y el ambiente interactúan para formar el fenotipo

(Futuyma, 1986), por lo que lo anterior puede deberse a que esta localidad, a 3300 msnm, es la más protegida de las tres al presentar mayor abundancia en la vegetación (que está menos perturbada que en las otras dos localidades) y menor afluencia de personas, lo que puede permitir a los organismos alcanzar una talla mayor sin ser tan conspicuos a los depredadores; otra opción para explicar el fenómeno observado podría ser la dieta de los organismos en esta localidad, que de ser más rica que en las otras, podría ser una posible causa de la mayor talla de las lagartijas, ya que se ha observado en el complejo *Sceloporus grammicus* que la mayor parte del crecimiento ocurre del nacimiento de las lagartijas al primer invierno, a partir del cual el crecimiento se vuelve muy lento y casi imperceptible, por lo que una gran abundancia de recursos para los organismos durante los primeros meses de su vida repercutirá indudablemente en su desarrollo (Méndez, comunicación personal). Como aún no se cuenta con información sobre estos aspectos en estas localidades, deberán realizarse estudios para poder aclarar la tendencia inesperada observada en este trabajo.

Cariología

Con base en los 66 cariotipos de lagartijas de las tres localidades estudiadas se pudo ver que todos los individuos presentaron el mismo citotipo S ($2n = 32$) considerado como estándar por Hall (1973), a pesar de que en trabajos anteriores (Sites et al., 1988) se indica la presencia de

organismos con el citotipo F6 ($2n = 34$) en la misma zona y a una altitud mayor a los 3000 msnm. Como ya se mencionó, la única excepción fue un individuo de la localidad uno, a 3420 msnm, que presentó un cariotipo con 48 cromosomas sin rearrreglos cromosómicos y con un cromosoma extra por cada uno de los 16 pares estándar por lo que se dedujo que se trataba de un organismo triploide ($3n$).

Se ha propuesto que las triploidías pueden originarse por hibridación, lo cual ha sido fuertemente apoyado con experimentos y observaciones realizadas principalmente en plantas. En el caso de vertebrados, los trabajos realizados con *Cnemidophorus* parecen apoyar esta hipótesis (Cole, 1979; 1980), Sin embargo, otros autores consideran que es altamente probable que la existencia de triploidías en especies con reproducción sexual sea de origen espontáneo, resultado de una fertilización doble o por algún error en una de las divisiones meióticas del huevo (Peters, 1971). Lo anterior es apoyado por algunos casos reportados en vertebrados como *Salmo gairdneri* (Cuellar y Uyeno, 1972), *Triturus pyrrhogaster* (Fankhauser, 1939), *T. viridescens* (Fankhauser, 1938), *Eurycea bislineata* (Fankhauser, 1939), *Triton taeniatus* (Book, 1940), *Rana esculenta* (Hertwig, 1920; Dalcq, 1930), *Rana fusca* (Dalcq, 1930) y *Gallus domesticus* (Ohno et al., 1963).

Respecto a *Sceloporus grammicus*, Arévalo y colaboradores (1991) hallaron un organismo triploide de la raza F5 en la parte central de México, mientras que Hall escribió a Peters

sobre un individuo triploide que encontró, considerándolo como una evidencia de que las triploidías pueden ocurrir sin partenogénesis, habiéndose observado autotriploidías semejantes en peces y salamandras (Cuellar y Uyeno, 1972). Igualmente, Porter, en 1988, hizo una revisión de algunos ejemplares triploides encontrados por Hall (1973, 1980). Por otra parte, numerosos casos de triploidía experimental han sido inducidos en varias especies de vertebrados (Rostand, 1950; Beatty, 1957; Swarup, 1959; Astaurov, 1969), siendo el método más común la aplicación de choques térmicos, principalmente tratamientos fríos, a oocitos recién fertilizados durante la segunda división. Estos tratamientos aparentemente suprimen la anafase II, formando un genoma triploide tras la fusión del pronúcleo diploide femenino con el espermatozoide (Cuellar y Uyeno, 1972).

Lo anterior puede ser una explicación para la presencia del individuo macho triploide encontrado en este estudio, ya que la localidad donde se recolectó estuvo sujeta a intensas heladas e inclusive nevadas ocasionando esto descensos en la temperatura considerablemente mayores a los usuales en el lugar; asimismo, se ha observado que *S. grammicus* tiene gran tolerancia al congelamiento, lo que no es sorprendente por habitar regiones comúnmente expuestas a bajas temperaturas (Lemos-Espinal y Ballinger, 1992).

Como se puede apreciar, los resultados obtenidos en esta investigación que se basó en aspectos morfométricos, merísticos y cariológicos, presentan nuevas incógnitas (como la separación morfológica de la población a 3420 msnm respecto a las otras, o la presencia del organismo triploide) que podrán ser aclaradas con futuros trabajos que aborden la problemática desde otros puntos de vista y estudien estas localidades a otros niveles como el ecológico o el bioquímico.

Conclusiones

Se encontraron diferencias morfológicas tanto a nivel morfométrico como merístico entre las muestras poblacionales, con lo que se acepta la primera hipótesis planteada. Los resultados indican que las lagartijas de mayor altitud se diferencian claramente, al menos en cuatro variables morfológicas de las once analizadas, de las otras muestras poblacionales.

No se encontró diferencia cariotípica alguna entre las muestras poblacionales de las tres localidades, presentando todos los organismos el citotipo S ($2n = 32$) considerado como estándar por Hall (1973), con lo que se rechaza la segunda hipótesis planteada en el presente trabajo. El único organismo con un cariotipo diferente fue un triploide capturado a 3420 msnm.

Es necesario realizar más estudios en estas localidades abarcando otros aspectos como el ecológico o el bioquímico con el fin de aclarar las incógnitas que surgieron con los resultados de la presente investigación.

Bibliografía citada

Arévalo, M.E. 1988. Variación entre diferentes poblaciones de *Sceloporus grammicus* (Reptilia: Iguanidae) en un gradiente altitudinal en la Sierra del Ajusco, México. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias, UNAM. México. 47 pp.

-----, Calvin A. Porter, Arturo González, Fernando Mendoza, José L. Camarillo, and Jack W. Sites, Jr. 1991. Population cytogenetics and evolution of the *Sceloporus grammicus* complex (Iguanidae) in Central Mexico. Herpetological Monographs 5: 79-115.

Astaurov, B.L. 1969. Experimental poliploidy in animals. Ann. Rev. Genet. 99-126.

Baker, R.J., M.W. Haiduk, L.W. Robbins, A. Cadena, and B.F. Koop. 1982. Chromosomal studies of South American bats and their systematic implications. Spec. Publ. Pymatuning Lab. Ecol. 6:303-327.

Beatty, R.A. 1957. Parthenogenesis and polyploidy in mammalian development. Cambridge Univ. Press, Cambridge/New York.

- Benítez, B.G. 1986. Arboles y flores del Ajusco. Instituto de Ecología, Mus. Hist. Nat. México.
- Book, J.A. 1940. Triploidy in *Triton taeniatus* Laur. Hereditas 26:107-114.
- Castillo, T.Z.I. 1976. Algunos aspectos del impacto ambiental en el Parque Nacional del Ajusco. Tesis de Licenciatura. Fac. de Ciencias, UNAM. México.
- Cole, C.J.. 1979. Chromosome inheritance in parthenogenetic lizards and evolution of allopolyploidy in reptiles. The Journal of Heredity 70:95-102.
- , 1980. Newly attained poliploidy and/or clonal reproduction in animals: the brink of extinction, or threshold to new frontiers? In: Poliploidy: biological relevance. Ed. Lewis, Walter H. New York and London, Plenum Press.
- , and C. Leavens. 1971. Chromosome preparations of amphibians and reptiles: improved technique. Herpetol. Rev. 3:102.
- , H. Lowe, and J.W. Wright. 1967. Sex chromosomes in lizards. Science 155:1028-1029.
- Cuellar, O. and T. Uyeno. 1972. Triploidy in rainbow trout.

Dalcq, A. 1930. La formule chromosomiale chez la grenouille.

Ann. Bull. Soc. roy. Sci. Med. Nat., Bruxelles 15-22.

Fankhauser, G. 1938. Triploidy in the newt, *Triturus*

viridescens. Proc. amer. Philos. Soc. 79:715-739.

----- 1939. Poliploidy in the salamander *Eurycea*

bislineata. J. Hered. 30:379-388.

Fitch, H.S. 1978. Sexual size differences in the genus

Sceloporus. Univ. Kansas Sci. Bull. 51: 441-461.

Futuyma, D. J. 1986. Evolutionary Biology. 2a. ed. Ed. Sinaver

Ass. Sunderland, Massachusetts.

Gadsden-E., H. 1987. Comparación altitudinal de algunos

caracteres del complejo *Sceloporus grammicus* (Sauria:

Iguanidae) en la Sierra de Tepoztlán, Morelos. Tesis

Doctoral. Facultad de Ciencias, UNAM. México. 78 pp.

García, E. 1968. Los climas del Valle de México (Serie de

sobretiros No. 6). Colegio de Postgraduados de la Esc.

Nal. de Agricultura, Chapingo, México.

----- 1973. Modificaciones al sistema de clasificación

climática Köpen. Instituto de Geografía, UNAM. México

252 pp.

Hall, W.P. 1973. Comparative population cytogenetics, speciation, and evolution of the iguanid lizard genus *Sceloporus*. Ph. D. dissertation, Harvard University, 193 pp.

----- 1980. Chromosomes, speciation and evolution of Mexican iguanid lizards. Natl. Geogr. Soc. Res. Repts. 12:309-329

-----, and R.K. Selander. 1973. Hybridization of karyotypically differentiated population in the *Sceloporus grammicus* complex (Iguanidae). Evolution 27:226-242.

Hellmich, W.C. 1951. On ecotypic and autotypic characters, a contribution to the knowledge of the evolution of the genus *Liolaemus* (Iguanidae). Evolution 5:359-369.

Hertwig, G. 1920. Triploide Froschlarven. Arch. mikr. Anat. 94:34-35.

Lara, G. 1983. Two new species of the iguanid lizard genus

- Sceloporus* (Reptilia, Sauria, Iguanidae) from the Ajusco and Ocuilan Sierras, México. Bull. Maryland Herp. Soc. 19:1-14.
- Lemos-Espinal, J.A. and Royce E. Ballinger. 1992. Observations on the tolerance to freezing by the lizard, *Sceloporus grammicus*, from Iztaccihuatl Volcano, Mexico. Herp. Review 23(1):8-9.
- Martin, P.S. 1958. A Biogeography of reptiles and amphibians in the Gómez Farías region, Tamaulipas, México. Misc. Pub. Mus. Zool. Univ. Michigan., 100:1-102.
- Méndez, F.R. 1988. Estudio comparativo de la reproducción, tipología y aloenzimas de dos poblaciones cercanas de *Sceloporus grammicus* (Reptilia: Iguanidae) de la Sierra del Ajusco, México. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias, UNAM. México. 90 pp.
- Mooser, F. 1975. Historia geológica de la Cuenca de México. En: Memoria de las obras del sistema de drenaje profundo del D.F. Depto. del D.F. México. D.F. Tomo I.
- Ohno, S., W.A. Kittrell, L.C. Christian, C. Stenius, and G.A. Witt. 1963. An adult triploid chicken, *Gallus domesticus*. Cytogenetics 2:42-49.
- Peters, G. 1971. Die intragenerischen Gruppen und die

Phylogenesse der Schmetterlingsagamen (Agamidae: *Leiolepis*). Zool. Jahrb. 98:11-130.

Porter, C.A.. 1986. Evolution of the *Sceloporus grammicus* Complex (Sauria: Iguanidae) in Central Mexico: I. Population Cytogenetics. Tesis de Maestría. Dpt. of Zoology. Brigham Young University.

-----, and J.W. Sites Jr. 1985. Normal disjunction in Robertsonian heterozygotes from a highly polymorphic lizard population. Cytogenet. Cell. Genet. 39:250-257.

-----, and J.W. Sites Jr. 1986. Evolution of the *Sceloporus grammicus* complex (Sauria: Iguanidae) in Central Mexico: Population cytogenetics. Syst. Zool. 35:334-358.

Rostand, J. 1950. La parthénogenèse animale. Presses Univ. France, Paris.

Rzedcowski, J. 1954. La vegetación del Pedregal de San Angel. An. de la Esc. Nal. de Ciencias Biológicas, IPN. Vol. 1, 2.

----- 1981. Vegetación de México. Ed. Limusa México.

Shimada, M.K. 1972. Estudio de algunos perfiles de suelos

derivados de cenizas volcánicas y de ando del Ajusco,
D.F. Tesis. Fac. de Ciencias UNAM. México.

Sites, J.W. Jr.. 1982. Morphological variation within and among three chromosome races of *Sceloporus grammicus* (Sauria: Iguanidae) in the North Central part of its range. *Copeia* 1982:920-941.

-----, and J.R. Dixon. 1981. A new subspecies of the iguanid lizard , *Sceloporus grammicus*, from north-central Mexico, with comments on its evolutionary implications and the status of *S. g. disparilis*. *J. Herpetol.* 15:59-69.

-----, and I.F. Greenbaum. 1983. Chromosome evolution in the iguanid lizard *Sceloporus grammicus*. II. Allozyme variation. *Evolution* 37:54-65.

-----, J.L. Camarillo-R., A. González-M., F. Mendoza-O., Leandro Javier, and G. Lara-G. 1988. Allozyme variation and genetic divergence within and between three cytotypes of the *Sceloporus grammicus* complex (Sauria: Iguanidae) in central Mexico. *Herpetologica*, 44 (3):297-307.

-----, and S.K. Davis. 1989. Phylogenetic relationships and molecular variability within and among six chromosome races of *Sceloporus grammicus* (Sauria:

Iguanidae), based on nuclear and mitochondrial markers.
Evolution 43(2):296-317.

Smith, H.M. 1939. The Mexican and Central American lizard of
the genus *Sceloporus*. Zool. Ser. Field. Mus. Nat. Hist.
26:1-397.

----- 1946. Handbook of lizards. Cornell Univ. Press.,
Comstock Pub. Co. New York. 577pp.

----- and R.B. Smith. 1976. Synopsis of the herpetofauna
of Mexico. Vol. III. Source analysis and index for
Mexican Reptiles. John Johnson, North Bennington. pp.
9-13

Soulé, M. 1966. Trends in the insular radiation of the lizard.
Amer. Nat. 100:47-64.

----- and C. Kerfoot. 1972. On the climatic determination
of scale size in a lizard. Syst. Zool. 21:97-105.

Stamps, J.A. 1983. Sexual selection, sexual dimorphism and
territoriality. In: Lizard Ecology: studies of a model
organism. Ed. Huey, Pianka y Schoener, Harvard
University Press. pp. 169-204.